594.0643
S937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 15. Oktober 1964 Nr. 135

Übersicht über die Fauna des deutschen Rotliegenden (Unteres Perm)

C. Wirbeltiere[1]

Von Karl Staesche, Stuttgart

Mit 1 Tabelle

Fische

Fischreste gehören zu den verbreitetsten und am meisten charakteristischen Fossilien des deutschen Rotliegenden. Ihre Kenntnis verdanken wir neben der grundlegenden Monographie von Agassiz (1833—1843) hauptsächlich den Arbeiten von Goldfuss (1847), Giebel (1847/48), Troschel (1851, 1857), Ferd. Roemer (1857), Heckel & Kner (1861), Weiss (1864), Traquair (1877), Friedrich (1878) und Pohlig (1892). Wohlerhaltene und zerfallene Skelette, einzelne Fischknochen und -schuppen finden sich in den verschiedensten Gesteinen des Unteren Rotliegenden, gelegentlich mit Anthracosien zusammen, oftmals aber auch als einzige Fossilien. Namentlich in feinplattigen, schwarzen Schiefertonen, wie sie in den Kuseler Schichten des Saar-Nahe-Gebietes und Schlesiens sowie in den Gehrener und Goldlauterer Schichten Thüringens auftreten, sind Fischreste sehr bezeichnend, so daß hier geradezu von Fischschiefern gesprochen werden kann. Im Oberen Rotliegenden dagegen kommen Fische selten vor; sie werden nur aus den Waderner Schichten der Pfalz (Winnweiler Stufe, Kalk von Jakobsweiler; Reis 1912) und der Wetterau (Altenstadt, Bl. Windecken, und Gegend von Sprendlingen-Darmstadt; von Reinach 1892) angegeben.

Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Fische des Rotliegenden gehört zu den Elasmobranchiern und den Ganoiden; andere Gruppen sind nur durch seltene Einzelfunde belegt. Die rotliegende Fischfauna zeigt damit das gleiche Gepräge wie die des Oberkarbons.

Unter den Elasmobranchiern sind die Acanthodier, die im Devon (Oldred) erstmals erscheinen, ihre Blütezeit aber erst zu Beginn des Perms erreichen und am Ende dieser Formation erlöschen, im deutschen Rotliegenden mit zwei Arten vertreten. *Acanthodes bronnii* Ag. ist in den Lebacher Schichten des Saarbeckens (Weiss 1864), den Oberen Kuseler Schichten (Hoofer und Odenbacher Stufe) der Pfalz (Reis 1912) und den Goldlauterer Schichten Thüringens verbreitet. Schuppen von *Acanthodes* cf. *bronnii* führt Hoehne (1957) aus vitritischer Steinkohle des Unterrotliegenden von Stockheim in Oberfranken an. *Acanthodes gracilis* Beyrich wurde ursprünglich aus dem Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) Schlesiens beschrieben, wo er in den schwarzen Mergelschiefern von Klein-Neundorf bei Löwenburg der häufigste Fisch ist (F. Roemer 1857); er findet sich auch in den entsprechenden Ablagerungen Böhmens. In Sachsen wird er aus den Brandschiefern des Unteren Rotliegenden von Saalhausen-Oschatz (Siegert 1908) und von Weißig östlich Dresden (E. Geinitz 1873, 1875) angeführt, südlich des Thüringer Waldes gleichfalls aus dem Brandschieferkomplex (Kuseler Sch.) von St. Felix in der Weidener Bucht, Oberpfalz (von Koenigswald 1929), und aus dem Unterrotliegenden des Stockheimer Beckens (R. Herrmann 1958). Neben *Acan-*

[1] Wirbellose: Diese Beiträge 96 und 110, 1963.

FEB 3 1965

thodes bronnii wurde *A. gracilis* dann auch in den Lebacher Schichten des Saarbeckens nachgewiesen (Weiss 1864). Die bereits erwähnten fossilführenden Oberrotliegend-Ablagerungen der Pfalz (Kalke von Jakobsweiler, Reis 1912) und der Wetterau (dunkle Schiefertone von Altenstadt, Bl. Windecken, von Reinach 1894) haben gleichfalls Reste von *Acanthodes gracilis* geliefert. In Thüringen sind *Acanthodes*-Reste besonders charakteristisch für die Goldlauterer Schichten (Friedrich 1878), doch finden sie sich auch bereits in den Basis-Sedimenten der Gehrener Schichten bei Manebach (Gocht 1955). Kiemenstrahlen von *Acanthodes* führen Beyschlag & Fritsch (1900) endlich aus dem Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) des Saale-Gebietes bei Halle an.

Die andere Gruppe der im Rotliegenden vertretenen Elasmobranchier, die Pleuracanthiden, beginnt im Karbon und erreicht, wie die Acanthodier, den Höhepunkt ihrer Entwicklung im Perm, mit dessen Ende sie ausstirbt. Die Pleuracanthiden werden gewöhnlich unter dem von Beyrich eingeführten Gattungsnamen *Xenacanthus* zitiert, der aber (nach Zittel, Grundzüge der Paläontologie) synonym zu *Pleuracanthus* Agassiz ist. *Pleuracanthus decheni* Goldf. wird angeführt aus dem schwarzen Mergelschiefer des Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) von Klein-Neundorf in Schlesien und entsprechenden Schichten Böhmens (F. Roemer 1857) sowie aus den Brandschiefern von Oschatz und Saalhausen in Sachsen (Siegert 1908). Aus schwarzem Schieferton der Goldlauterer Schichten von Friedrichroda in Thüringen beschreibt ihn Langenhan (1905) als besondere Varietät (var. *thuringensis*), die sich von den typischen Exemplaren durch geringere Größe und das Fehlen von Seitenzähnen am Nackenstachel unterscheiden soll. Im Saar-Nahe-Gebiet tritt *Pleuracanthus decheni* in kalkigen Schiefern der Oberen Kuseler Schichten (Odenbacher Stufe) von Obermoschel in der Pfalz (Reis 1912) und in den Lebacher Schichten des Saarbeckens auf (Weiss 1864). Auch in den oberrotliegenden dunklen Schiefertonen der Waderner Schichten (Winnweiler Stufe) von Altenstadt in der Wetterau wird die Art gefunden (von Reinach 1894). *Pleuracanthus-* (bzw. *Xenacanthus-)* Reste ohne Artbezeichnung werden angegeben aus den tiefsten Gehrener Schichten (Basis-Sedimente) der Gegend von Gehren (Reichardt 1932, Gocht 1955) und aus dünnblättrigem schwarzem Schieferton der Goldlauterer Schichten Thüringens (Friedrich 1878) sowie aus dem oberrotliegenden Kalk von Jakobsweiler in der Pfalz (Reis 1912). Eine bei Lebach neben *Pleuracanthus decheni* vorkommende zweite Art, die von anderen Stellen bisher noch nicht bekannt geworden ist, beschrieb Kner (1868) als *Xenacanthus* (= *Pleuracanthus*) *laevidens*.

Die Dipnoer (Lungenfische) werden im deutschen Rotliegenden durch *Conchopoma gadiforme* Kner (1868) repräsentiert. Dieser Fisch wurde bei Lebach in spärlichen Resten gefunden; seine systematische Stellung, die lange unsicher war, wurde von Weitzel (1926) geklärt.

Als *Megalichthys* sp. bestimmte Reichardt (1932) Fischschuppen aus schwarzem Schieferton der tiefsten Gehrener Schichten des oberen Ilmtals (Thüringen) und wies damit den ersten und bisher einzigen Vertreter der Crossopterygier im deutschen Rotliegenden nach. Er gehört zur Familie Osteolepidae, die im wesentlichen im Oldred verbreitet ist und nur mit *Megalichthys* in das Karbon und das Perm hineinreicht. In dieser letztgenannten Formation war die Gattung bisher ausschließlich aus Texas bekannt; der thüringische Fund ist somit für das europäische Perm eine Neuheit. Er deutet zugleich auf die engen Beziehungen der Fischfauna des deutschen Rotliegenden zu der des Karbons hin.

Die Ganoidfische des Rotliegenden gehören sämtlich zur Gruppe der Palaeonisciformes. Sie verteilen sich auf die Gattungen *Elonichthys, Rhabdolepis, Amblypterus* und *Lepidopterus*. *Palaeoniscus* selbst, der nach neueren Untersuchungen auf rein marine Ablagerungen beschränkt ist (Aldinger 1937), kommt im Rotliegenden nicht vor; die gelegentlich, besonders in der älteren Literatur, unter diesem Namen angeführten Reste sind vielmehr zu einer der vier aufgezählten Gattungen zu stellen.

Die Gattung *Elonichthys* errichtete GIEBEL (1847) für den von AGASSIZ unter dem Namen *Amblypterus nemopterus* beschriebenen Fisch aus den Lebacher Schichten des Saarbeckens. In den Goldlauterer Schichten Thüringens wies FRIEDRICH (1878) sodann eine zweite Art dieser Gattung nach, die er *Elonichthys fritschii* benannte. Schuppen und Schädelreste von *Elonichthys*, die am ehesten an *Elonichthys laevis* Giebel aus den Wettiner Schichten (Oberkarbon) erinnern, erwähnt endlich REICHARDT (1932) aus schwarzem Schieferton der tiefsten Gehrener Schichten des oberen Ilmtals und der Gegend von Gehren (Thüringen). Dagegen dürften die von REIS (1912) aus den Unteren Kuseler Schichten der Pfalz angeführten „*Elonichthys*"-Schuppen von *Rhabdolepis* stammen.

Unter dem Gattungsnamen *Rhabdolepis* trennte TROSCHEL (1857) die mit gestreiften Schuppen versehenen AGASSIZ'schen Arten *macropterus* und *eupterygius* von dem glattschuppigen *Amblypterus* ab; beide Arten dürften synonym sein. *Rhabdolepis eupterygius* Agassiz wird nur aus dem Saarbecken, und zwar den Lebacher Schichten von Lebach (WEISS & GREBE 1889) und den Unteren Kuseler Schichten von Ottweiler (LEPPLA 1894) angeführt. *Rhabdolepis macropterus* Agassiz ist bei Lebach, zum Teil in Riesenexemplaren, sehr häufig, wird aber auch in den Oberen und Unteren Kuseler Schichten der Pfalz gefunden (REIS 1912; hier als *Elonichthys macropterus* und cf. *macropterus* bezeichnet); Schuppen von „*Elonichthys*" (gemeint ist *Rhabdolepis*) sind nach REIS (1912) in den Unteren Kuseler Schichten der Pfalz nicht selten. Aus den Goldlauterer Schichten (schwarze Schiefertone) von Friedrichroda in Thüringen beschrieben ihn POHLIG und LANGENHAN unter verschiedenen Namen: POHLIG (1892) als *Amblypterus traquairi* n. sp., LANGENHAN (1905) als *Amblypterus duvernoyi* Ag., *Ambl. traquairi* Pohlig, *Ambl. elegans* n. sp., *Ambl. elongatus* n. sp., *Ambl. gracilis* n. sp., *Ambl. regelii* n. sp. und *Pygopterus antiquus* n. sp.; alle diese Formen gehören nach ALDINGER (1937) zu *Rhabdolepis macropterus*. Schuppen von *Rhabdolepis* werden ferner noch aus dem Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) des Saale-Gebietes bei Halle angegeben (BEYSCHLAG & FRITSCH 1900).

Die artenreichste Fischgattung des Rotliegenden ist *Amblypterus*. Wie TRAQUAIR (1877) in seiner Revision der AGASSIZ'schen Ganoiden-Genera nachwies, gehört hierher auch ein Teil der von AGASSIZ (und teilweise auch noch in der neueren Literatur) zu *Palaeoniscus* gestellten Formen, so namentlich der sich um „*Palaeoniscus*" *vratislaviensis* gruppierende Kreis. Daß der echte *Palaeoniscus* im Rotliegenden nicht vorkommt, wurde bereits erwähnt. *Amblypterus duvernoyi* Ag. findet sich in Kalkbänken der Oberen Kuseler Schichten, und zwar sowohl der tieferen (Odenbacher) als auch der höheren (Hoofer) Stufe der Pfalz und des Saarbeckens (REIS 1912), ferner im Unterrotliegenden des Stockheimer Beckens, Oberfranken (R. HERRMANN 1958). *Amblypterus gelberti* Goldf. wird dagegen nur aus der Hoofer Stufe der Oberen Kuseler Schichten der Pfalz angegeben (REIS 1912; Vorkommen in Kalkbänken und schwarzen Schiefertonen). *Amblypterus vratislaviensis* Ag., von AGASSIZ aus dem Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) von Ruppersdorf in Böhmen beschrieben, tritt auch in den gleichaltrigen schwarzen Mergelschiefern von Klein-Neundorf bei Löwenberg in Schlesien (F. ROEMER 1857) und bei Weißig östlich Dresden (E. GEINITZ 1875) auf. Schuppen von *Amblypterus vratislaviensis* gibt VON KOENIGSWALD (1929) aus dem den Kuseler Schichten entsprechenden Brandschieferkomplex der Weidener Bucht (Oberpfalz) an. Im Saar-Nahe-Becken beschrieb TROSCHEL (1851) aus schwarzen kalkigen Schiefern der Oberen Kuseler Schichten von Winterburg bei Kreuznach die folgenden neuen Arten (unter dem Gattungsnamen *Palaeoniscus*): *gibbus, dimidiatus, tenuicauda, elongatus* und *opisthopterus*. Von diesen wurden *dimidiatus* und *tenuicauda* von WEISS (1864) mit *Amblypterus vratislaviensis* vereinigt. Stammen alle bisher aufgezählten Funde von *Amblypterus vratislaviensis* aus den Kuseler bzw. ihnen gleichzustellenden Schichten, so geben WEISS (1864) und LEPPLA (1898) ihn auch aus den Lebacher Schichten des Saar-Nahe-Gebiets an, und zwar von Birkenfeld a. d. Nahe und von der Eisenerzgrube Schwarzen-

bach. Da Weiss bei seinen Untersuchungen auch Material aus Ruppersdorf vorlag, kann man wohl an der Richtigkeit der Identität der Form aus den Lebacher Schichten mit der böhmischen nicht zweifeln. Die drei anderen von Troschel (1851) aus den Oberen Kuseler Schichten von Winterburg beschriebenen Arten („*Palaeoniscus*" *gibbus, elongatus* und *opisthopterus*) hält Traquair (1877) für identisch mit dem im Unteren Rotliegenden (entspr. Kuseler Sch.) Böhmens vorkommenden *Amblypterus rohoni* Heckel, doch ist dies nach Weiler (Lemke & Weiler 1942) vorläufig nicht erweisbar, da das Schädeldach der Troschel'schen Fische noch unbekannt ist. Zum mindesten ist aber wohl eine nahe Verwandtschaft anzunehmen. *Amblypterus angustus* Ag. wird aus dem Brandschiefer von Weißig östlich Dresden (E. Geinitz 1875) und aus dem Fischschiefer der Goldlauterer Schichten von Thüringen (Friedrich 1878) angeführt. Charakteristisch für die Lebacher Schichten des Saarbeckens sind *Amblypterus lateralis* Ag. und *Ambl. latus* Ag.; der letztgenannte wurde von Langenhan (1905) auch in schwarzen Schiefertonen der Goldlauterer Schichten von Friedrichroda (Thüringen) nachgewiesen. Gleichfalls aus den Goldlauterer Schichten Thüringens, und zwar von Goldlauter, stammt das Typus-Exemplar von *Amblypterus arcuatus* Egerton; Friedrich (1878) fand die Art noch an mehreren anderen Stellen Thüringens in dünnblättrigen, stark bituminösen schwarzen Schiefern der Goldlauterer Schichten. Reste von *Amblypterus* (bzw. „*Palaeoniscus*") ohne Artangabe, größtenteils zerstreute Schuppen, werden angegeben aus den Unteren Kuseler, den Lebacher und den Tholeyer Schichten der Gegend von Neurode in Schlesien (Dathe 1900), aus dem Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) der Gegend von Halle (Beyschlag & Fritsch 1900), aus den Gehrener Schichten des oberen Ilmtals in Thüringen (Reichardt 1932) und von Stockheim am Südrand des Thüringer Waldes (Dorn 1931), aus Unteren Kuseler Schichten des Saar-Nahe-Gebiets, wo sie zusammen mit *Rhabdolepis*-Schuppen häufig vorkommen (Reis 1912), und aus dem oberrotliegenden Kalk von Jakobsweiler in der Pfalz (Waderner Schichten, Winnweiler Stufe; Reis 1912).

Aus schwarzem Schieferton der Goldlauterer Schichten von Friedrichroda in Thüringen beschrieb Pohlig (1892) einen Ganoidfisch, den er zum Typus einer neuen Gattung machte und als *Lepidopterus crassus* bezeichnete; er hielt ihn für eine Übergangsform von den Palaeonisciden zu den Semionotiden. Nach Aldinger (1937) kann aber hiervon keine Rede sein; *Lepidopterus* gehört vielmehr eindeutig zu den Palaeonisciformes und steht dem *Amblypterus* sehr nahe. 1905 stellte Langenhan für Formen des gleichen Fundorts zwei neue Artnamen auf *(Lepidopterus friedrichrodensis* und *L. pohligii)*, die aber mit *Lepidopterus crassus* Pohlig synonym sind (Aldinger 1937). Die Gattung ist also nur mit dieser einen Art und bis jetzt nur von Friedrichroda bekannt.

Koprolithen

Koprolithen werden angegeben aus dem Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) von Klein-Neundorf in Schlesien (F. Roemer 1857), aus dem Brandschiefer von Weißig östlich Dresden (E. Geinitz 1873), den Kuseler Schichten der Oberpfalz (von Koenigswald 1929), den Goldlauterer Schichten von Friedrichroda in Thüringen (Langenhan 1905), den Oberen Kuseler Schichten (Odenbacher Stufe) der Pfalz (Reis 1912) und den Lebacher Schichten des Saar-Nahe-Gebiets (Weiss & Grebe 1889, Leppla 1898), wo sie sehr häufig sind. Ihre Zuweisung zu bestimmten Gattungen ist im allgemeinen nicht möglich; zum Teil dürften sie auch von Tieren stammen, die durch Skelettreste an der betreffenden Fundstelle nicht belegt sind. So erwähnt Weiler bei Beschreibung einer Fauna aus dem Unteren Rotliegenden von Böhmen (Lemke & Weiler 1942), daß die dort vorkommenden Koprolithen für die durch Hartteile allein nachgewiesenen Amblypteriden zu groß sind und wahrscheinlich auf größere Raubfische zurückgehen. An anderen Fundorten, so namentlich bei Lebach, sind wohl auch Stegocephalen für die Erzeugung von Koprolithen mit verantwortlich zu machen.

Stegocephalen

Stegocephalen und Saurier sind im deutschen Rotliegenden recht artenreich vertreten. In größerer, zum Teil beträchtlicher Individuenzahl finden sich aber nur die Branchiosaurier und Archegosaurier; die übrigen Formen kennen wir nur von einem oder von wenigen Fundpunkten, oftmals nur in einem Exemplar. Als besonders ergiebig hat sich das Vorkommen von Niederhäßlich im Plauenschen Grund bei Dresden erwiesen, dessen Ausbeutung und wissenschaftliche Bearbeitung namentlich CREDNER (1881—1893) zu danken ist, und das, was Mannigfaltigkeit der Formen angeht, selbst die berühmten Toneisensteine von Lebach in den Schatten stellt.

Bei Niederhäßlich sind der „Stufe der bunten Schieferletten", die als Äquivalent der Lebacher Schichten gilt, mehrere Kalksteinbänke eingeschaltet. Es werden zwei durch 6—7 m Schieferletten getrennte Flöze unterschieden: das obere „Wilde Kalksteinflöz" und das untere, selbst wieder aus mehreren Bänken mit Lettenzwischenlagen zusammengesetzte „Hauptkalksteinflöz". Die Kalksteine sind von hellgrauer Farbe, feinschichtig, dicht bis deutlich kristallin. Die Wirbeltierreste finden sich mit einer Ausnahme in diesen Kalkbänken, und zwar im oberen Flöz ausschließlich, aber in großer Individuenzahl, die kiementragenden Jugendformen des *Branchiosaurus amblystomus;* die übrige Fauna, darunter auch die kiemenlosen Formen der genannten Art, stammt aus dem unteren Flöz, namentlich aus den mittleren Lagen der untersten vier Bänke. Auch hier herrschen übrigens *Branchiosaurus*-Larven mit Kiemen bei weitem vor. Nur eine Art, *Kadaliosaurus priscus,* wurde in den Letten zwischen den beiden Kalksteinflözen gefunden.

Dagegen sind in Thüringen (Goldlauterer und Oberhöfer Schichten) und in den Oberen Kuseler Schichten der Pfalz hauptsächlich schwarze Schiefertone die Fundschicht von Wirbeltierresten, und bei Lebach bilden die Stegocephalen ebenso wie die Fische meist den Kern von länglich-elliptischen oder plattigen Toneisenstein-Konkretionen, die in graue Schiefertone eingelagert sind. Hier hat der organische Körper als Konzentrations-Anreger bei der Ausfällung des Eisenkarbonats gewirkt, was daraus hervorgeht, daß das Fossil häufig von der Konkretion nicht vollständig umhüllt wird, sondern über sie hinaus in den umgebenden normalen Schieferton fortsetzt.

Die Stegocephalen des deutschen Rotliegenden verteilen sich auf die nach der Verknöcherungsart der Wirbelkörper unterschiedenen Gruppen Lepospondyli und Rhachitomi. Die Lepospondyli, auch als Microsauria bezeichnet, sind mit den beiden von CREDNER beschriebenen Arten *Hylonomus geinitzi* und *Petrobates truncatus* aus dem Unteren Rotliegenden von Niederhäßlich bei Dresden bekannt geworden. Die Gattung *Hylonomus* tritt mit dem *H. geinitzi* nah verwandten Arten (*acuminatus* Fritsch, *multidens* Fritsch, *crassidens* Fritsch) bereits im Oberkarbon von Böhmen (Gaskohle von Nürschan und Kounova) auf. Als *Paramicrobrachis fritschi* beschrieb O. KUHN (1959) einen kleinen Microsaurier-Schädel aus den Lebacher Schichten von Lebach, der ebenfalls einer Gattung aus der böhmischen Gaskohle, *Microbrachis* Fritsch, recht nahesteht. Mit der gleichen oberkarbonischen Gattung verglich E. SCHRÖDER (1939) einen für eine genaue Bestimmung allerdings nicht ausreichenden, als ? *Microbrachis* bezeichneten Fund aus den Unteren Kuseler Schichten von Werschweiler südöstlich St. Wendel im Saarbecken.

Die Rhachitomi stellen mit den Branchiosauria die weitaus häufigste Stegocephalen-Gruppe des deutschen Rotliegenden. Es sind dies kleine, kiementragende oder kiemenlose Formen mit nur schwach verknöcherten Wirbelkörpern. Auf Grund der letztgenannten Eigenschaft wurden sie früher als besondere Gruppe Phyllospondyli den im allgemeinen größerwüchsigen, stärker ossifizierte Wirbel aufweisenden Rhachitomi gleichwertig gegenübergestellt. Doch wies ROMER (1939) nach, daß der phyllospondyle Wirbeltyp nur ein Larven- bzw. Jugendmerkmal ist, das bei weiterem Wachstum des Tieres allmählich in den rhachitomen Typ übergeht. Die verschiedenen Gattun-

gen und Arten der „Branchiosauria" wären daher als juvenile Stadien mit ausgewachsenen, echt rhachitomen Formen zu vereinigen (so nach ROMER *Branchiosaurus amblystomus* mit *Onchiodon,* andere Branchiosaurier mit *Sclerocephalus, Actinodon* u. a.). Mit diesem Größenwachstum gehen zugleich Veränderungen in den relativen Lagebeziehungen der Schädelknochen Hand in Hand, wie PARRINGTON (1959) am Beispiel der Ohrregion ausführt. Auch WATSON (1963) schließt sich unter Beibringung weiterer Beobachtungen der Ansicht ROMERS an. Die Klärung dieser morphologisch-systematischen wie auch der damit sich aufwerfenden nomenklatorischen Fragen steht erst in den Anfängen, wird in vielen Fällen wohl überhaupt nicht möglich sein. Wir müssen uns daher, zumindest vorläufig und in einer Übersicht wie der vorliegenden, noch der bis jetzt gebräuchlichen Namen bedienen.

Die „Gattung" *Branchiosaurus* ist bereits im Oberkarbon von Böhmen (*Br. salamandroides* Fritsch, *venosus* Fritsch und *robustus* Fritsch aus der Gaskohle von Nürschan bzw. Kounova) und Frankreich (*Br. fayoli* Thevenin aus dem Stephan von Commentry) verbreitet. In beiden Ländern treten Branchiosaurier auch in das Rotliegende über: Aus dem untersten Rotliegenden von Böhmen und Mähren beschrieb FRITSCH die beiden Arten *Branchiosaurus umbrosus* und *moravicus,* GAUDRY aus dem obersten Autunien von Autun in Frankreich *Protriton petrolei.* Im deutschen Rotliegenden werden mehrere Arten von *Branchiosaurus* angegeben. Als *Branchiosaurus amblystomus* bezeichnete CREDNER größere, bereits kiemenlose Exemplare von Niederhäßlich, mit denen er 1884 die von ihm ursprünglich als besondere Art, *Br. gracilis,* beschriebene kiementragende Form vom gleichen Fundort vereinigte. Von manchen Autoren (WEISS 1877, DEICHMÜLLER 1884, BROILI 1909) wird die *gracilis*-Form als identisch mit GAUDRYS *Protriton petrolei* angesehen, was jedoch nach ROMER (1939, 1945, 1947) nicht der Fall sein dürfte. Außer von Niederhäßlich wird *Branchiosaurus amblystomus* (einschl. *gracilis* und *„petrolei"*) angegeben: in Thüringen aus den tiefsten Gehrener Schichten des oberen Ilmtals (REICHARDT 1932), den Goldlauterer Schichten von Friedrichroda und den Oberhöfer Schichten (*„Protriton*-Schiefer") der Gegend von Oberhof (LANGENHAN 1905), im Saar-Rhein-Gebiet aus den Oberen Kuseler Schichten der Pfalz, den Kuseler und Lebacher Schichten des Saar-Nahe-Beckens und aus dunklen Schiefertonen des Oberen Rotliegenden (Waderner Schichten, Winnweiler Stufe) von Altenstadt in der Wetterau (VON REINACH 1894). Aus Pflanzen und Fischreste führendem Kalkstein des Oberen Rotliegenden der Gegend von Sprendlingen-Darmstadt erwähnt VON REINACH (1892) *„Branchiosaurus amblystomus* oder *Pelosaurus laticeps".* *Branchiosaurus* cf. *amblystomus* fanden CHRYPLOFF & KAMPE (1958) in grüngrauem feinsandigem Schieferton einer Kohlenbohrung in der Gegend von Löbejün bei Halle; das Alter, ob Oberkarbon (Wettiner Schichten) oder Unterrotliegendes, steht allerdings nicht fest. *Branchiosaurus tener* Schönfeld (1911) stammt aus einem feingeschichteten, vollkommen dichten bis sehr feinkörnigen Porphyrtuff, der als Glazialschotter auf sekundärer Lagerstätte in einer Kiesgrube bei Clennen in Nordwestsachsen auftritt. Das Alter des Gesteins, dessen primäres Vorkommen nicht aufgefunden werden konnte und vermutlich im Pleistozän vollständig abgetragen wurde, entspricht nach den darin enthaltenen Pflanzen etwa dem der Niederhäßlicher Kalke. Von *Branchiosaurus amblystomus* soll sich *Br. tener* durch seinen zarteren und schlankeren Bau sowie durch die „dauernde" Beibehaltung der Kiemen unterscheiden. Die in dem Porphyrtuff von Clennen recht häufige Form (SCHÖNFELD spricht von mindestens 80 Individuen) ist andernorts noch nicht nachgewiesen worden. *Branchiosaurus flagrifer* WHITTARD (1930) ist auf 15 jugendliche Exemplare aus den Goldlauterer Schichten vom Gottlob bei Friedrichroda begründet; einen Teil dieser Stücke trennt WATSON (1963) als neue Art *Branchiosaurus brachyrhynchus* von *Br. flagrifer* ab. *Branchiosaurus caducus* v. Ammon (1889) wurde aus schwarzen Schiefertonen der Oberen Kuseler Schichten (Hoofer Stufe) von Heimkirchen nördlich Kaiserslautern beschrieben. Dem gleichen Horizont von Münsterappel und (nach REIS 1912) von Odernheim am Glan (beide Fundorte in der Pfalz) entstammt

der Branchiosauride *Apateon pedestris* H. v. Meyer (1844). Gleichfalls von Odernheim beschreiben BULMAN & WHITTARD (1926) *Micromelerpeton credneri* und BULMAN (1928) *Leptorophus levis;* unter Anerkennung der neuen Artnamen bezeichnet WATSON (1963) diese beiden Jugendformen als *Branchiosaurus*. Die „Gattung" *Pelosaurus* ist im Kalk von Niederhäßlich und in den Goldlauterer Schichten Thüringens (VON HUENE 1925) mit *Pelosaurus laticeps* Credner, im oberrotliegenden Kalk von Jakobsweiler in der Pfalz mit *Pelosaurus gümbeli* Reis (1912) vertreten. Unsicher ist das bereits erwähnte Fossil aus dem Oberrotliegenden von Sprendlingen-Darmstadt, das VON REINACH (1892) als *Branchiosaurus amblystomus* oder *Pelosaurus laticeps* anführt. Weitere Branchiosauriden des deutschen Rotliegenden sind *Melanerpeton pulcherrimum* Fritsch, das außer bei Niederhäßlich auch im Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) von Braunau in Böhmen und Lhotka in Mähren vorkommt, und das nur von Niederhäßlich bekannte *Acanthostoma vorax* Credner.

Von den echten Rhachitomen ist *Archegosaurus decheni* Goldf. in den Lebacher Schichten des Saarbeckens, aus denen er zuerst beschrieben wurde, recht häufig. Zähne von *Archegosaurus* cf. *decheni* gibt REIS (1912) aus den Oberen Kuseler Schichten (Odenbacher Stufe) der Pfalz an. Die Art ist ferner im Unteren Rotliegenden von Niederhäßlich bei Dresden und in den Goldlauterer Schichten von Friedrichroda in Thüringen (GEORGI 1955) nachgewiesen. *Actinodon latirostris* Jordan, von diesem Autor ursprünglich gleichfalls in der Gattung *Archegosaurus* untergebracht, findet sich in den Oberen Kuseler Schichten (Hoofer Stufe) der Pfalz (REIS 1912), in den Lebacher Schichten des Saarbeckens und in den Kalken von Niederhäßlich. Unter dem Namen *Palaeosaurus manebachensis* beschrieb LANGENHAN (1909) ein 10,5 cm langes Schädelbruchstück aus den Manebacher Schichten von Manebach (Thüringen), dessen Kiefer am ehesten an *Actinodon* aus dem Rotliegenden von Autun erinnern sollen. Aus der Größe des Fragments schließt LANGENHAN auf eine Körperlänge des Tieres von etwa 1 m. Die Gattung *Sclerocephalus* tritt bereits im Oberkarbon von Nürschan auf. Sie findet sich im deutschen Rotliegenden mit *Sclerocephalus häuseri* Goldf. im Kalkstein der Unteren Kuseler Schichten von Ohmbach bei Homburg, hier von BRANCO (1887) als *Weissia bavarica* beschrieben, und in schwarzem Schieferton der Oberen Kuseler Schichten von Heimkirchen und Lauterecken in der Pfalz, mit *Sclerocephalus labyrinthicus* Geinitz bei Niederhäßlich. Auf den letztgenannten Fundpunkt beschränkt ist *Discosauriscus permianus* Credner und *Onchiodon roemeri* Geinitz, dieser nach ROMER (1939) wohl die Adultform von *Branchiosaurus amblystomus*. Der schwarze Mergelschiefer des Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) von Klein-Neundorf bei Löwenberg in Schlesien lieferte die Reste von *Osteophorus roemeri* H. v. Meyer. Aus den Unteren Kuseler Schichten von Wolfstein im Lautertal (Pfalz) stammt *Macromerion gümbeli* v. Ammon; Vertreter dieser Gattung zeigen sich schon im Oberkarbon von Böhmen (Nürschan und Kounova).

Reptilien

Skelettreste von Reptilien waren im deutschen Rotliegenden bis vor kurzem nur aus Sachsen und Schlesien bekannt. Die Mehrzahl der Arten stammt von Niederhäßlich, das somit auch für die Kenntnis unserer permischen Saurierfauna von hervorragender Bedeutung ist. Im allgemeinen handelt es sich um Einzelfunde; jede Art ist auf jeweils ein Vorkommen beschränkt und konnte an anderen Stellen noch nicht nachgewiesen werden.

Cotylosaurier. Unter dem Namen *Phanerosaurus naumanni* beschrieb H. VON MEYER (1860) einige Reptilwirbel aus dem Rotliegenden (Lebacher Sch.) des König-Johann-Schachtes bei Oberlungwitz im Erzgebirgischen Becken. Hiermit verglichen GEINITZ & DEICHMÜLLER (1882) ein im Kalk von Niederhäßlich gefundenes Saurierskelett und stellten es mit dem Artnamen *pugnax* zu der gleichen Gattung. STAPPENBECK (1905) erkannte jedoch bei einer Neuuntersuchung der Reste, daß beide Formen zwar

nah verwandt sind, daß aber gewisse Unterschiede im Wirbelbau ihre Unterbringung in einer Gattung nicht zulassen. Er bezeichnete daher das Niederhäßlicher Fossil mit einem neuen Gattungsnamen als *Stephanospondylus pugnax*. Erst in jüngster Zeit beschrieb FISCHER (1963) die ersten Reptil-Funde aus Thüringen. Es handelt sich um 7 Sandsteinplatten mit Abdrücken des Panzers primitiver Tetrapoden, die F. VON HUENE, dem Abgüsse hiervon vorgelegt wurden, in einer brieflichen Mitteilung als Bauchpanzerabdrücke eines Diadectomorphen oder Procolophoniers erklärte. Sie stammen aus den *Acanthodes*-Schichten innerhalb der Goldlauterer Schichten der Gegend von Friedrichroda. FISCHER ist in der Deutung recht vorsichtig. Er weist den Platten „vorläufig einen unbestimmten Platz innerhalb der Stammgruppe der Cotylosaurier oder doch genauer gesagt der Diadectomorphen" zu. Besonders interessant sind zwei dieser Platten, die Abdrücke von Schildern zeigen, die in der Anordnung Ähnlichkeit mit dem Carapax von Schildkröten aufweisen.

Pelycosaurier. Im Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) des Königin-Carola-Schachtes bei Döhlen im Plauenschen Grunde bei Dresden wurde eine Gesteinsplatte mit 6 recht vollständigen Saurierskeletten geborgen (HAUSSE 1902); sie wurden von VON HUENE (1925) als *Pantelosaurus saxonicus* beschrieben. Die Fundschicht ist die sogenannte „Grüne Schale", ein dichter, feinschichtiger grüner Tonstein im Hangenden des obersten Kohlenflözes. Ein von DATHE (1900) in rotbraunen Sandsteinen und Konglomeraten des untersten Rotliegenden (Untere Kuseler Sch.) von Neurode in Schlesien entdecktes Skelett beschrieb H. SCHROEDER (1905) als *Datheosaurus macrourus*. Aus den Kalken von Niederhäßlich stammt die nur mit ganz jungen Individuen bekannte *Palaeohatteria longicaudata* Credner. Neuerdings stellt VON HUENE (1956) die genannten drei Arten unter Einziehung der Gattungsnamen zu der von GAUDRY für eine Form aus dem Unteren Perm von Autun in Frankreich errichteten Gattung *Haptodus*. Im Kalk von Niederhäßlich wies ferner JAEKEL (1910) einen Pelycosaurier mit stark verlängerten Dornfortsätzen der Rückenwirbel nach und benannte ihn *Naosaurus credneri;* der jetzt gültige Gattungsname ist nach VON HUENE (1956) *Edaphosaurus*. Ein Wirbel einer verwandten Form, *Edaphosaurus mirabilis* Fritsch, fand sich im Oberkarbon von Kounova in Böhmen; sonst ist die Gattung nur aus dem Oberkarbon und Perm von Nordamerika bekannt.

Zur Gruppe der Protorosaurier wird *Kadaliosaurus priscus* Credner gerechnet, der einzige Wirbeltierrest von Niederhäßlich, der nicht dem Kalk, sondern den Letten zwischen den beiden Kalksteinflözen entstammt.

Tetrapoden-Fährten

Auch wenn nicht stellenweise ihre Skelettreste erhalten geblieben wären, wären wir doch von der Existenz landbewohnender vierfüßiger Wirbeltiere zur Zeit des Rotliegenden unterrichtet durch ihre Fährten, die sie in hierfür geeigneten Sedimenten hinterlassen haben und die schon frühzeitig Beachtung fanden. Bereits 1848 erwähnt COTTA aus den Goldlauterer Schichten von Friedrichroda in Thüringen Fußeindrücke eines vierzehigen Tieres; sie wurden später von POHLIG (1887, 1892) als *Ichniotherium cottae* bezeichnet. Verschiedene Spuren aus dem Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) von Böhmen und Schlesien beschrieb H. B. GEINITZ (1861, 1863, 1882) unter den Namen *Saurichnites salamandroides, lacertoides, leisnerianus* und *kablikae,* denen FRITSCH (1895) weitere Funde in Böhmen und Mähren als *Saurichnites rittlerianus, intermedius, caudifer, calcar, incurvatus, comaeformis* und *perlatus,* GOEPPERT solche aus dem Unteren Rotliegenden von Albendorf in Schlesien *(Saurichnites divaricatus* und *gracilis)* anfügten. Fährten aus den Goldlauterer, Oberhöfer und Tambacher Schichten Thüringens gab sodann PABST (1895—1897) bekannt. Ausgehend von dem Gedanken, daß verschieden ausgebildete Fährten je nach Gangart, Lebensalter und Gesteinsbeschaffenheit von einer und derselben Tierart stammen könnten und es daher ziemlich ausgeschlossen erscheint, mit unanfechtbarer Sicherheit die zu den Eindrücken

gehörenden Tiere zu ermitteln, lehnte er die bis dahin übliche Benennungsweise, die die Fährten gewissermaßen als hypothetische Tiere behandelt, ab. Er verwendete statt dessen eine Nomenklatur, die die Fährte als solche nur nach an ihr selbst zu beobachtenden Merkmalen bezeichnet, und baute sie in einer groß angelegten Revision sämtlicher bis dahin aus dem mitteleuropäischen Rotliegenden bekannten Funde (1900—1908) zu einem logischen System aus, dessen Hauptgliederung die folgende ist (*Ichnium* = Fußspur, Fährte):

I. Brachydactylichnia Kurzzehfährten
- 1. *Ichnium sphaerodactylum* Klumpzehfährte
- 2. *Ichnium pachydactylum* Plumpzehfährte
- 3. *Ichnium brachydactylum* Kurzzehfährte
- 4. *Ichnium rhopalodactylum* Keulzehfährte
- 5. *Ichnium anakolodactylum* Gekürztzehfährte

II. Dolichodactylichnia Langzehfährten
- 6. *Ichnium acrodactylum* Spitzzehfährte
- 7. *Ichnium gampsodactylum* Krummzehfährte
- 8. *Ichnium dolichodactylum* Langzehfährte

Hierzu treten noch die weitere Kennzeichnung durch Angabe des Fundortes (*friedrichrodanum, tambacense* usw.) sowie gelegentlich Hinweise auf verschiedene Ausbildung dieser Haupttypen durch Beiwörter wie *minus, ungulatum, gracile* u. a.

Diese rein technische Klassifizierung wird von Nopcsa (1923) abgelehnt. Unter Einführung einer Anzahl neuer Gattungsnamen kehrt er zu einer binären Nomenklatur zurück, die bei späteren Versuchen, die Fährten zu deuten und bestimmten Ordnungen oder sogar Familien der Tetrapoden zuzuordnen, angewendet und ausgebaut wurde (Lotze 1928, Korn 1933, Abel 1935, A. H. Müller 1954, 1955, Steiner & Schneider 1963, Jacobi 1963).

Im Unteren Rotliegenden (Kuseler Sch.) des Carola-Schachtes im Plauenschen Grund bei Dresden, dem Fundort des von von Huene beschriebenen *Haptodus saxonicus*, wurden gleichfalls Tetrapoden-Fährten festgestellt (Hausse 1910). Auch im Oberen Rotliegenden (Kreuznacher Sch.) des Rheingebiets, in dem Skelettreste von Vierfüßlern ebensowenig wie im thüringischen Oberrotliegenden bisher gefunden worden sind, verraten sich diese Tiere durch ihre Fährten: Schmidtgen (1927) gab von Nierstein am Rhein den von Pabst beschriebenen *Ichnium pachydactylum* und *gampsodactylum* sowie dem Pohligschen *Ichniotherium cottae* ähnliche Spuren an, außerdem auch Schwimmfährten, die dadurch entstanden, daß das in seichtem Wasser schwimmende Tier mit den Krallen den Boden des Tümpels ritzte. Entsprechende Schwimmfährten und vielleicht auf kleine Saurier zurückzuführende Fußeindrücke erwähnte Heller (1937) aus den Kreuznacher Schichten von Büdingen in der Wetterau. Aus den Waderner Schichten von Martinstein (Nahe) und von Sobernheim bildete Reineck (1955) Tetrapoden-Fährten ab, die mit den Niersteiner Funden Schmidtgens keine Ähnlichkeit zeigen, dagegen mit dem von Pabst beschriebenen *Ichnium dolichodactylum* vergleichbar sind.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Karl Staesche, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart,
Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3

Tabelle 5. Stratigraphische und regionale Verbreitung der Wirbeltiere des Rotliegenden.

Abkürzungen: co Oberkarbon, ru Unt. Rotliegendes, ru_1 Kuseler Schichten, ru_{1a} Unt. Kuseler bzw. Gehrener Sch., ru_{1b} Ob. Kuseler bzw. Manebacher Sch., ru_2 Lebacher bzw. Goldlauterer Sch., ru_3 Tholeyer bzw. Oberhöfer Sch., ro Ob. Rotliegendes, ro_1 Waderner (einschl. Söterner) bzw. Tambacher Sch., ro_2 Kreuznacher Sch.

	Saar-Nahe-Rhein-Gebiet	Thüringen	Harz	Gegend von Halle	Sachsen: Döhlener Becken	Sachsen: Weißig bei Dresden	Sachsen: Saalhausen, Oschatz	Sachsen: Erzgebirgisches Becken	Schlesien	Böhmen
Fische										
Elasmobranchii										
Acanthodes bronnii Ag.	ru_2 ru_1	ru_2								
Acanthodes gracilis Beyrich	ro_1 ru_2	ru_1				ru	ru		ru_1	ru_1
Acanthodes ohne Artangabe	ru_{1b}	ru_2 ru_{1a}		ru_1						
Pleuracanthus decheni Goldf.	ro_1 ru_2 ru_{1b}	ru_2					ru		ru_1	ru_1
Pleuracanthus laevidens Kner	ru_2									
Pleuracanthus sp.	ro_1	ru_2 ru_{1a}								
Dipnoi										
Conchopoma gadiforme Kner	ru_2									
Crossopterygii										
Megalichthys sp.		ru_{1a}								
Ganoidei										
Elonichthys nemopterus Ag.	ru_2									
Elonichthys fritschii Friedr.		ru_2								
Elonichthys sp. (cf. *laevis* Giebel)		ru_{1a}								
Rhabdolepis macropterus Ag.	ru_2 ru_1	ru_2		ru_1						
Rhabdolepis eupterygius Ag.	ru_2 ru_{1a}									
Amblypterus duvernoyi Ag.	ru_{1b}	ru_1								
Amblypterus gelberti Goldf.	ru_{1b}									
Amblypterus vratislaviensis Ag.	ru_2 ru_{1b}	ru_1				ru			ru_1	ru_1

Amblypterus gibbus Troschel, *elongatus* Troschel, *opisthopterus* Troschel (= *rohoni* Heckel?) .	ru_{1b}									
Amblypterus rohoni Heckel										ru_1
Amblypterus angustus Ag.		ru_2				ru				
Amblypterus lateralis Ag.	ru_2									
Amblypterus latus Ag.	ru_2	ru_2								
Amblypterus arcuatus Egerton		ru_2								
Amblypterus ohne Artangabe	ro_1 ru_{1a}	ru_{1a}		ru_1					ru_{1-3}	
Lepidopterus crassus Pohlig		ru_2								
Koprolithen	ru_2 ru_{1b}	ru_2 ru_1				ru			ru_1	ru_1
Stegocephalen										
Lepospondyli (Microsauria)										
Hylonomus geinitzi Credner					ru_2					
Petrobates truncatus Credner					ru_2					
Paramicrobrachis fritschi O. Kuhn	ru_2									
? *Microbrachis*	ru_{1a}									
Rhachitomi: Branchiosauria										
Branchiosaurus amblystomus Credner	ro_1 ru_2 ru_1	ru_3 ru_2 ru_{1a}			ru_2					
Branchiosaurus cf. *amblystomus* Credner . . .				ru_1 oder co						
Branchiosaurus tener Schönfeld							ru_2			
Branchiosaurus flagrifer Whittard		ru_2								
Branchiosaurus brachyrhynchus Watson . . .		ru_2								
Branchiosaurus credneri Bulman & Whittard .	ru_{1b}									
Branchiosaurus levis Bulman	ru_{1b}									
Branchiosaurus caducus v. Ammon	ru_{1b}									
Apateon pedestris H. v. Meyer	ru_{1b}									
Pelosaurus laticeps Credner	ro_1?	ru_2		ru_2						
Pelosaurus gümbeli Reis	ro_1									
Melanerpeton pulcherrimum Fritsch					ru_2					ru_1
Acanthostoma vorax Credner					ru_2					

[Noch Tabelle 5]

	Saar-Nahe-Rhein-Gebiet	Thüringen	Harz	Gegend von Halle	Sachsen: Döhlener Becken	Sachsen: Weißig bei Dresden	Sachsen: Saalhausen, Oschatz	Sachsen: Erzgebirgisches Becken	Schlesien	Böhmen
Rhachitomi sensu stricto										
Archegosaurus decheni Goldf.	ru_2 ru_{1b}	ru_2			ru_2					
Actinodon latirostris Jordan	ru_2 ru_{1b}				ru_2					
Palaeosaurus manebachensis Langenhan		ru_{1b}								
Sclerocephalus häuseri Goldf.	ru_{1b} ru_{1a}									
Sclerocephalus labyrinthicus Geinitz					ru_2					
Discosauriscus permianus Credner					ru_2					
Onchiodon roemeri Geinitz					ru_2					
Osteophorus roemeri H. v. Meyer										
Macromerion gümbeli v. Ammon	ru_{1a}								ru_1	
Reptilien										
Cotylosauria										
Panzerplatten von Diadectomorphen		ru_2								
Phanerosaurus naumanni H. v. Meyer								ru_2		
Stephanospondylus pugnax Gein. & Deichm.					ru_2					
Pelycosauria										
Haptodus saxonicus v. Huene					ru_1					
Haptodus macrourus Schroeder									ru_{1a}	
Haptodus longicaudatus Credner					ru_2					
Edaphosaurus credneri Jaekel					ru_2					
Protorosauria										
Kadaliosaurus priscus Credner					ru_2					
Tetrapoden-Fährten	ro_2 ro_1	ro_1 $ru_{2,3}$			ru_1				ru_1	ru